动 物 学 研 究 2010，Aug. 31(4): 435−443 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI：10.3724/SP.J.1141.2010.04435

原生动物瘤棘砂壳虫六个自然种群的形态计量学分析

刘乐冕[1,3]，杨 军[1,*]，张文静[2]，余 正[1,3]

(1. 中国科学院城市环境研究所 城市环境与健康重点实验室，福建 厦门 361021；

2. 中国地质大学 生物地质与环境地质教育部重点实验室；环境学院，湖北 武汉 430074；3. 中国科学院研究生院，北京 100049)

摘要：利用统计方法研究了长江流域和珠江流域原生动物瘤棘砂壳虫 6 个种群 374 个虫体的形态特征。频数分布结果显示，瘤棘砂壳虫是一个大小恒定的单型种，其壳高、壳直径和口直径均具有一个特定的大小范围，且服从正态分布。瘤棘砂壳虫的特征值中，壳刺长、颈高、前体长和壳刺数的变异系数相对较高。相关分析表明，大部分特征值之间显著相关 ($P<0.05$)。方差分析显示，9 个特征值(壳高、壳直径、口直径、壳刺长、颈高、后体长、前体长、口齿数、壳刺数)在不同种群间有显著差异 ($P<0.0001$)。尽管主成分分析没有明显区分开 6 个种群，但是聚类分析将它们分成了两个类群，其中珠江流域的广东万绿湖、广东流溪河水库种群和长江流域的贵州乌江渡、湖北道观河水库种群聚为一类；长江流域的湖北木兰湖和安徽董铺水库种群聚为一类。提示，为了适应当地的环境，即使处于同一流域的大小单型种在不同种群间也可形成显著差异。

关键词：有壳肉足虫；瘤棘砂壳虫；自然种群；形态计量
中图分类号：Q959.114.3；Q958.152 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2010)04-0435-09

Morphometric Analysis of Six Natural Populations of *Difflugia tuberspinifera*

LIU Le-Mian[1,3], YANG Jun[1,*], ZHANG Wen-Jing[2], YU Zheng[1,3]

(1. *Key Laboratory of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, the Chinese Academy of Sciences, Xiamen* 361021, *China*; 2. *Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology of Ministry of Education, School of Environmental Studies, China University of Geosciences, Wuhan* 430074, *China*; 3. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

Abstract: The morphometrical variability of six natural populations of *Difflugia tuberspinifera* was investigated using the statistic methods based on 374 samples from Yangtze River and Pearl River valleys. The size frequency distribution analysis indicated that *D. tuberspinifera* is a size-monomorphic species with normal distribution of shell height, shell diameter and aperture diameter. The size of spine length, collar height, foreside length and number of conical spines are the most variable. The correlation analysis showed that most characters are inter-correlated with $P<0.05$. The shell height, shell diameter, aperture diameter, spine length, collar height, rear end length, foreside length, number of aperture tooth-like structures and number of conical spines differed significantly between different populations ($P<0.0001$), but principal component analysis (PCA) did not clearly distinguish the six populations based on the morphometric data. However, the cluster analysis separated the six populations into two groups, the Pearl River-Yangtze River group and the Yangtze River group. Further, the populations with different shell characters can coexist within the same river valley. Thus, there is a high morphological variability or diversity within the populations of *D. tuberspinifera* which is related with local environmental conditions.

Key words: Testate amoebae; *Difflugia tuberspinifera*; Natural population; Morphometry

有壳肉足虫原生动物是一类常见的自由生活单细胞真核生物，迄今已发现约 150 属 2 000 种，其中，砂壳虫属(*Difflugia*)是有壳肉足虫中描述最早和种类最多的一个属，隶属表壳目(Arcellinda)砂壳

收稿日期：2010-02-12；接受日期：2010-05-05
基金项目：中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-Q02-04，KZCX2-YW-QN401)；福建省科技计划重点项目(2009Y0044)；中国科技部国际科技合作项目(2009DFB90120)；国家自然科学基金项目(30800097)
*通讯作者(Corresponding author)，E-mail: jyang@iue.ac.cn
第一作者简介：男，博士研究生，主要从事淡水生态学研究

科 (Difflugiidae)，包括 500 多种及亚种，我国报道近 90 种及亚种。砂壳虫个体微小，通常只有几十微米至几百微米，广泛分布于河流、湖泊、水库等淡水生境中，对维持水生态系统的结构与功能发挥重要作用(Shen, 1983; Meisterfeld, 2002; Yang et al, 2004a, b, c; 2005a, b, c; Zhang et al, 2009)。已有研究表明，有壳肉足虫物种多样性存在地理分布格局，不仅与气候相关，而且与所处的水系及其水体理化特征密切相关(Yang et al, 2006, 2009)；特别是有壳肉足虫的形态特征与环境因子也存在一定联系(Wanner, 1999)。

利用形态计量学方法研究有壳肉足虫自然种群特征值开始于 20 世纪初(Bassine, 1929; Hoogenraad & de Groot, 1937)。随后，对有壳肉足虫壳体特征与环境参数之间关系的研究在欧洲逐渐兴起并成为热点(Schönborn, 1962; Chardez & Leclercq, 1963; Heal 1963; Schönborn et al, 1983)。近年来，形态计量学方法已被广泛地应用，通过对不同自然种群特征值的统计和分析，揭示有壳肉足虫对不同环境因子可能存在的适应机制，因此，对有壳肉足虫进行自然种群特征值统计分析十分有必要(Wanner, 1999)。Bobrov & Mazei (2004)研究了 24 种有壳肉足虫，发现壳体特征值不仅在不同种间存在差异，而且同一物种的不同种群间也可能存在显著差异，提示同一种有壳肉足虫为适应不同的生境会形成具有一定形态差异的种群。

瘤棘砂壳虫是东亚特有物种，首先发现于中国贵州乌江渡，原始描述非常简单，只观察到几个空壳，没有形态统计特征值分析 (Hu et al, 1997)。瘤棘砂壳虫属肉食性动物，摄食以轮虫为主的浮游生物，特别是胶鞘轮虫属(*Collotheca*)和聚花轮虫属(*Conochilus*) (Han et al, 2008; Wang & Han, 2008)。2004 年，Yang et al (2004a)在调查长江中游有壳肉足虫时发现了大量活体瘤棘砂壳虫，以现代分类技术进行了壳体形态和细胞形态等方面的研究，并与 6 个相似种进行了比较，补充了细胞特征，纠正了原始描述的错误。同时，Yang et al (2004b)利用 X 射线能谱仪对湖北木兰湖瘤棘砂壳虫壳体元素组成进行了分析，发现壳体含有 Na、Mg、Al、Si、P、S、Cl、K、Ca 和 Fe 等元素，其中 Si 的平均含量最高，为 57.29%；其次是 Ca 和 Al，分别为 13.33%和 11.56%。

然而，以往的研究仅仅对瘤棘砂壳虫种群内部形态特征进行描述，对于不同流域种群间形态特征是否有差异还不清楚。种群是生物繁殖的基本单位，也是生物进化的基本单位，是生态学研究的核心和基础。为此，本研究选择长江流域和珠江流域的瘤棘砂壳虫自然种群进行分析，揭示不同地理种群的形态变异及其成因。

1 材料与方法

1.1 样本采集

样品分别采集于长江流域贵州乌江渡、湖北道观河水库、湖北木兰湖(夏家寺水库)、安徽董铺水库，以及珠江流域的广东万绿湖(新丰江水库)、广东流溪河水库(表 1)。采样时，用孔径为 64 μm 浮游生物网在水体表层水平来回拖拽捞取标本。标本用 50 mL 小瓶收集，用波恩氏液进行固定保存，带回实验室观察和测量。

1.2 扫描电镜观察

在倒置显微镜下用吸管将虫体挑出，蒸馏水清洗 3 次，然后转移到干净的盖玻片上，在室温下通风无尘处自然干燥。用双面胶将盖玻片粘在样品台上，真空喷金后，利用 Hitachi S-4800 型场发射扫描电子显微镜观察形貌并拍摄照片，加速电压为 20 kV。

表 1 瘤棘砂壳虫的采集地点、时间及样本数
Tab. 1 Collection locations, dates, and sample sizes of *Difflugia tuberspinifera*

种群 Population	采集地点 Collection location	经度 Longitude	纬度 Latitude	采集时间 Collection date	样本数 Specimen number	数据来源 Data source
P1	贵州乌江渡	—	—	1988 年 7 月	25	本研究
P2	湖北道观河水库	114°59'E	30°52'N	2002 年 8 月	50	Yang et al, 2004a
P3	湖北木兰湖 (夏家寺水库)	114°28'E	31°06'N	2003 年 7 月	102	Yang et al, 2004a
P4	安徽董铺水库	117°09'E	31°54'N	2005 年 5 月	57	本研究
P5	广东万绿湖 (新丰江水库)	114°37'E	23°47'N	2009 年 8 月	70	本研究
P6	广东流溪河水库	113°47'E	23°45'N	2009 年 8 月	70	本研究

1.3　形态特征值统计分析

根据 Yang et al (2004a)的研究，本文选择了 9 个形态特征值进行分析，分别是壳高、壳直径、口直径、壳刺长、颈高、后体长、前体长、口齿数、壳刺数(图 1)。应用 SPSS 15.0 和 STATISTICA 6.0 软件对数据进行统计分析，包括频数分布、正态性检验、相关分析、方差分析、主成分分析、聚类分析等。因湖北道观河水库种群前体长和后体长均未测定，故主成分分析和聚类分析中只选取其余 7 个壳体特征值。采用 Shapiro-Wilk 检验进行正态性检验，利用 Pearson 相关系数进行相关分析。聚类分析采用 7 种系统聚类方法，包括最短距离法(single linkage)、最长距离法(complete linkage)、类平均法(unweighted pair-group average)、加权对组平均法(weighted pair-group average)、重心法(unweighted pair-group centroid)、加权重心法(weighted pair-group centroid)和离差平方和法(Ward's method)。

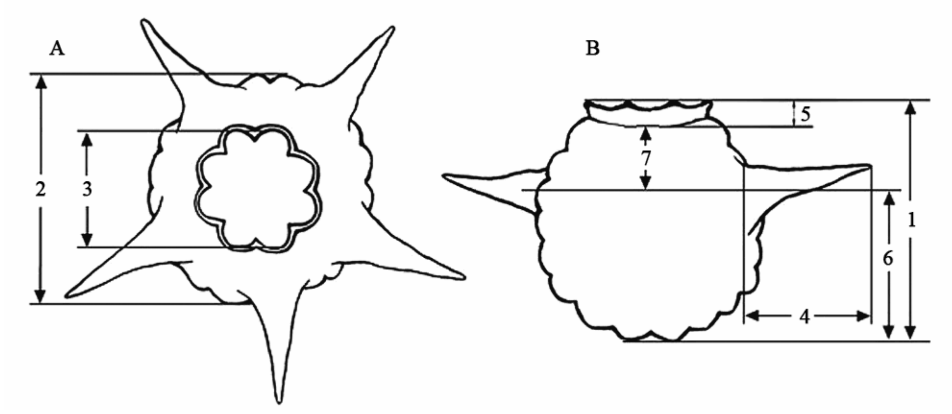


图 1　瘤棘砂壳虫壳体轮廓图示形态统计特征测量位置

Fig. 1　Shell outline of *Difflugia tuberspinifera* and position of measured axes used in this study

A：口面观；B：侧面观；引自 Yang et al, 2004a；1：壳高；2：壳直径；3：口直径；4：壳刺长；5：颈高；6：后体长；7：前体长。

A: Apertural view; B: Lateral view; From Yang et al, 2004a; 1: Shell height; 2: Shell diameter; 3: Aperture diameter; 4: Spine length; 5: Collar height; 6: Rear end length; 7: Foreside length.

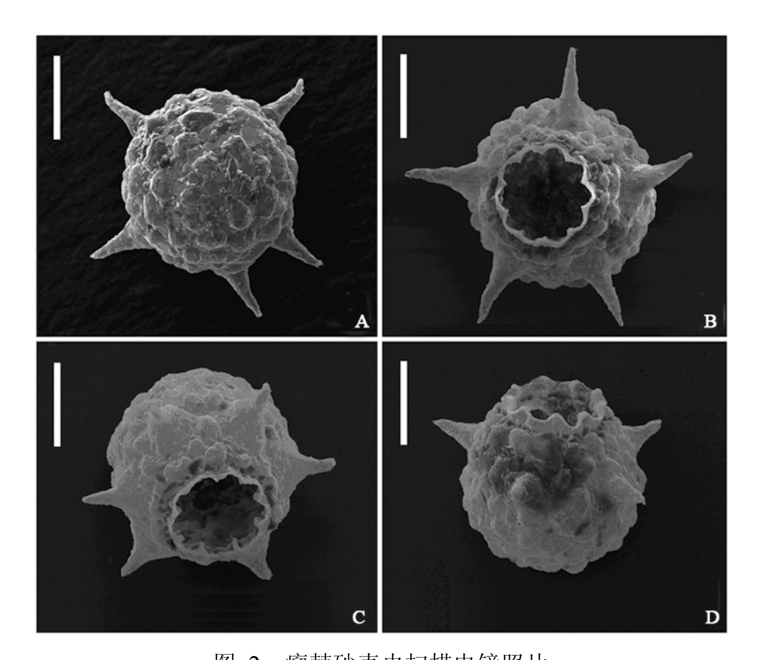


图 2　瘤棘砂壳虫扫描电镜照片

Fig. 2　SEM photographs of *Difflugia tuberspinifera*

A：底面观；B−C：口面观；D 侧面观；比例尺 50 μm。

A: Bottom view; B−C: Apertural view; D: Lateral view; Scale bars 50 μm.

2 结 果

2.1 形态特征

壳体亚圆球或圆球形，微黄色至棕色，壳表面覆盖着细砂粒和扁平的不定型小石片，常黏附有硅藻空壳(图 2A)。口面观时，壳体呈圆形，四周较均匀的分布着 3—8 个壳刺，其中 5 或 6 个最常见，占 90.6%；壳口位于顶端正中央，圆形，沿口缘有一圈整齐排列的小石粒，壳口边缘有伸向内侧的 7—10 个齿状突起，其中 8 或 9 个最常见，占 80.2% (图 2B, C)。侧面观时，壳口处有一短颈，在壳体赤道偏上处分布有壳刺(图 2D)。壳表面不光滑，有排列整齐的瘤状突起，即表面具有桑葚状突起。这些瘤状突起由很细的砂粒和扁平的小石片组成，壳壁厚度均匀，因此在瘤状突起的壳壁内侧相应地出现半球状凹坑(图 2C)。

2.2 特征值变异系数

瘤棘砂壳虫 6 个自然种群的特征值中，壳高、壳直径、口直径、后体长和口齿数的变异系数较低，通常小于 10%，该 5 个特征值的变异系数平均值和范围分别为 4.58% (3.27%—5.36%)、4.53% (3.65%—5.11%)、7.20% (4.21%—10.09%)、8.90% (6.96%—10.93%)和 7.28% (5.67%—9.32%)；壳刺长、颈高、前体长和壳刺数的变异系数相对较高，这 4 个特征值的变异系数平均值和范围分别为 21.39% (18.24%—23.54%)、17.47% (13.83%—20.99%)、16.26% (11.04%—21.20%)和 13.73 (9.85%—17.85%)。显然，壳高、壳直径、口直径的变异系数最小。

2.3 特征值频数分布

瘤棘砂壳虫特征值频数分布曲线是呈钟形正态分布，具有一个特定的主大小范围，表明瘤棘砂壳虫是一个大小恒定的单型种 (图 3，图 4)。对瘤棘砂壳虫种群的壳高、壳直径和口直径正态性检验结果显示，除 P2 壳直径 (P=0.001)和 P3 壳直径 (P=0.010)外，各种群的 3 个特征值均符合正态分布 (Shapiro-Wilk 检验，P >0.01)。而且，对瘤棘砂壳虫 6 个种群所有个体的壳高、壳直径和口直径进行正态性检验，结果显示 3 个主要特征值均符合正态分布 (Shapiro-Wilk 检验，n=374，P >0.01)。

2.4 相关分析结果

瘤棘砂壳虫壳体特征值之间存在不同程度的相关关系，其中壳高与壳直径的相关系数最大，为 0.665；但是两者与颈高相关均不显著。也有部分特征值(例如口直径、壳刺长、颈高、口齿数、壳刺数)与其他特征值之间的相关系数较小，均不超过 0.320 (表 2)。

2.5 方差分析结果

瘤棘砂壳虫 9 个特征值在种群间存在极显著差异 (P<0.0001)，其中，长江流域的 P4 壳高和后体长的平均值最大，P2 口直径最小，P3 壳刺长和颈高最大；珠江流域 P5 和 P6 壳直径和壳刺数最小(图 5)。

三个主要特征值壳高、壳直径和口直径范围分别为 94—129、94—125 和 39—64 μm，其中 94%个体壳高是平均值 114 (1±10%) μm；97%个体壳直径为 110 (1±10%) μm；84%个体口直径为 53

表 2 瘤棘砂壳虫形态统计特征值之间的相关系数

Tab. 2 Pearson correlation coefficients between morphometric characters of *Difflugia tuberspinifera*

	壳高 SH	壳直径 SD	口直径 AD	壳刺长 SL	颈高 CH	后体长 RL	前体长 FL	口齿数 NT	壳刺数 NS
壳高 SH	—								
壳直径 SD	0.665***	—							
口直径 AD	0.312***	0.303***	—						
壳刺长 SL	0.282***	0.161**	0.070	—					
颈高 CH	0.083	−0.011	0.008	0.216***	—				
后体长 RL	0.589***	0.487***	0.186**	0.230***	−0.045	—			
前体长 FL	0.357***	0.211***	0.121*	−0.091	−0.222***	-0.490***	—		
口齿数 NT	0.198***	0.246***	0.224***	0.058	−0.148**	0.185**	0.024	—	
壳刺数 NS	0.173**	0.212***	0.052	0.320***	0.098	0.176**	−0.002	0.118*	—

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001. SH: Shell height; SD: Shell diameter; AD: Aperture diameter; SL: Spine length; CH:- Collar height; RL: Rear end length; FL: Foreside length; NT: Number of aperture tooth-like structures; NS : Number of conical spines.

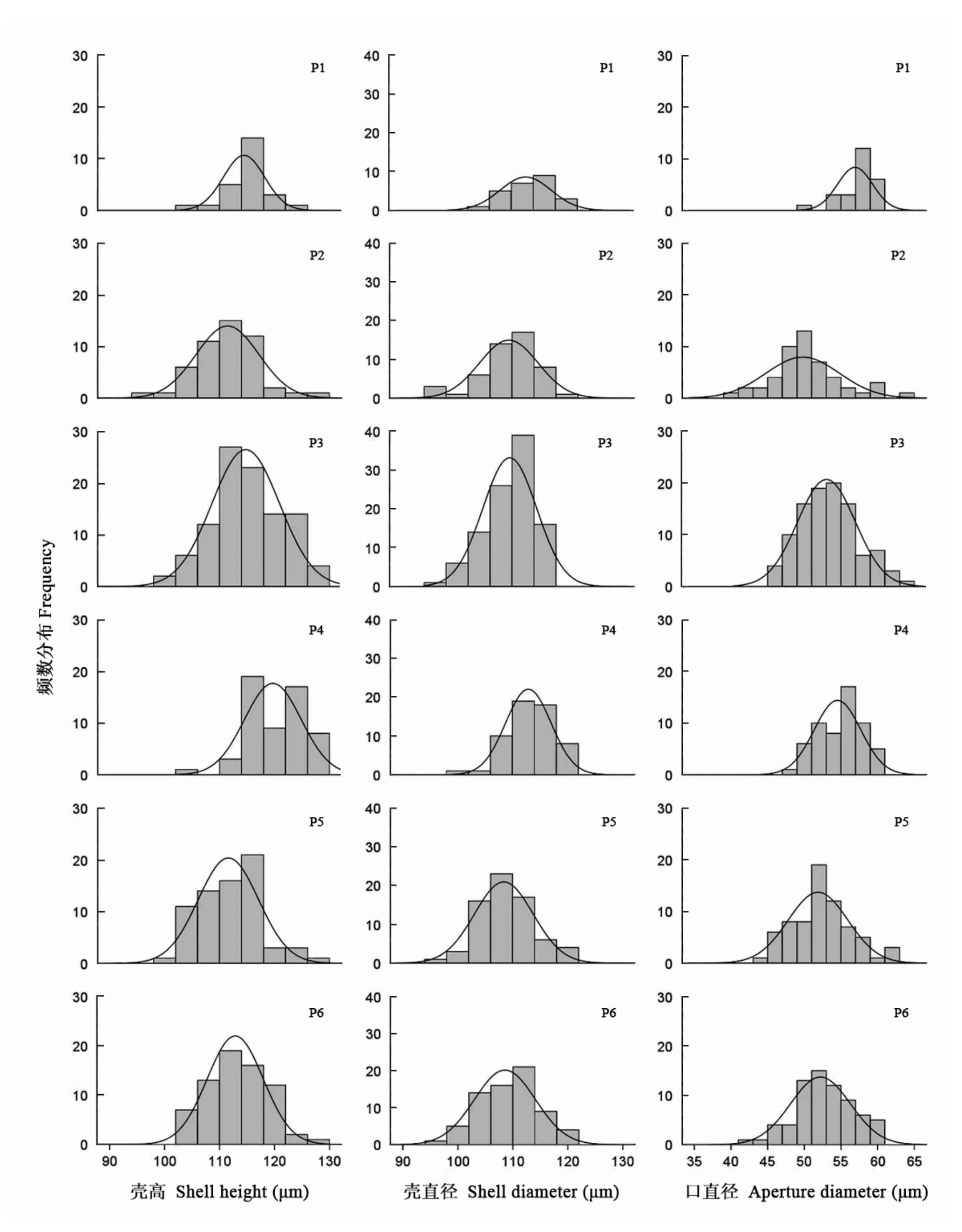


图 3　瘤棘砂壳虫六个自然种群壳高、壳直径、口直径频数分布图

Fig. 3　Histograms showing the size frequency distribution of shell height, shell diameter and aperture diameter of *Difflugia tuberspinifera* from six natural populations

(1±10%) μm。长江流域的 4 个种群 (P1—P4，$n = 234$) 的壳高、壳直径和口直径的平均值分别是 115.2、110.7 和 53.1 μm。珠江流域的 2 个种群 (P5 和 P6，n=140) 壳高、壳直径和口直径的平均值分别是 112.2、108.4 和 52.0 μm。由此可见，长江流域种群，特别是 P3 和 P4 壳体较珠江流域大。

2.6　主成分分析结果

主成分分析中，前 4 个主成分的累计贡献率为

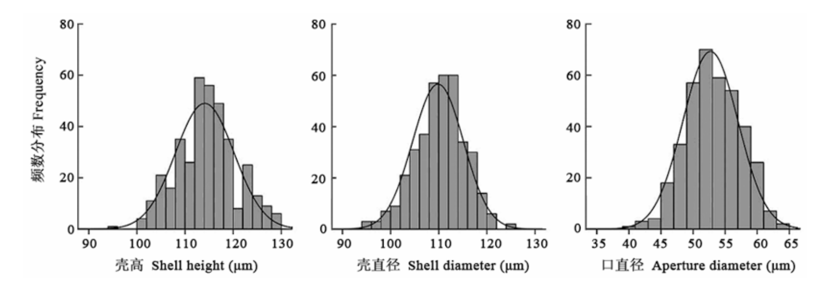


图 4 瘤棘砂壳虫壳高、壳直径、口直径频数分布图 (*n*=374)

Fig. 4 Histograms showing the size frequency distribution of shell height, shell diameter and aperture diameter of *Difflugia tuberspinifera* (*n*=374)

表 3 瘤棘砂壳虫四个主成分的因子负荷、特征值与贡献率

Tab. 3 Factor loading, eigenvalues and contribution percentage of the first four principal components in *Difflugia tuberspinifera*

变量 Variable	主成分 Component			
	PC-1	PC-2	PC-3	PC-4
壳高 Shell height	0.820	-0.046	-0.258	-0.298
壳直径 Shell diameter	0.798	-0.188	-0.167	-0.360
口直径 Aperture diameter	0.530	-0.314	-0.304	0.536
壳刺长 Spine length	0.481	0.583	0.219	0.070
颈高 Collar height	0.118	0.820	-0.453	0.353
口齿数 Number of aperture tooth-like structures	0.439	-0.444	0.443	0.420
壳刺数 Number of conical spines	0.448	0.419	0.581	-0.028
特征值 Eigenvalues	2.229	1.325	0.974	0.813
贡献率 Contribution percentage (%)	31.845	18.925	13.911	11.612
累计贡献率 Cumulative contribution percentage (%)	31.845	50.769	64.680	76.292

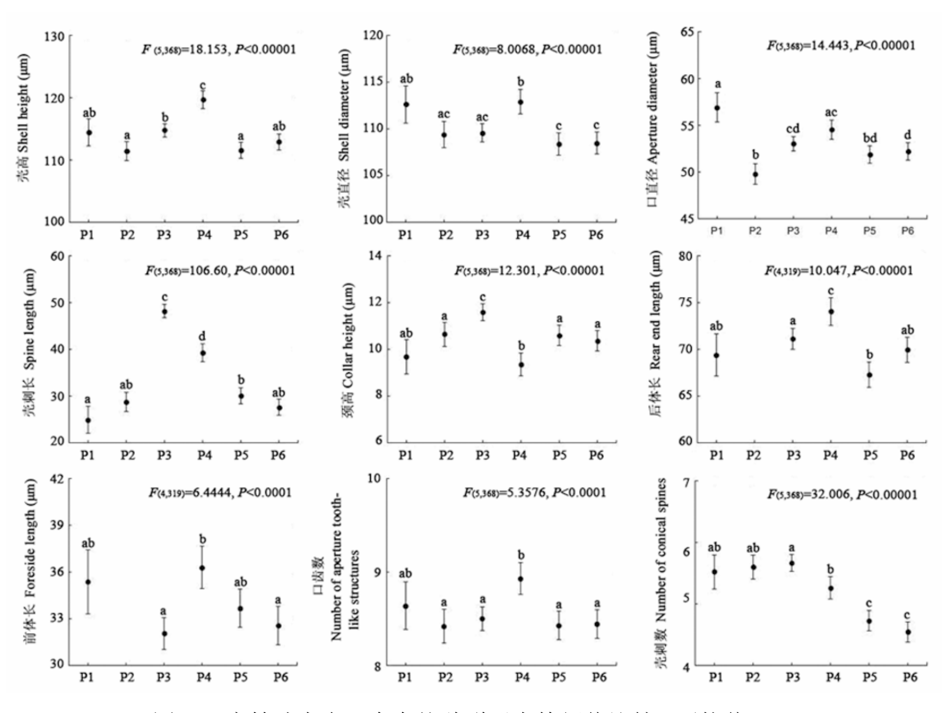


图 5 瘤棘砂壳虫 6 个自然种群形态特征值比较 (平均值±*SE*)

Fig. 5 Comparative morphometric data of *Difflugia tuberspinifera* from six natural populations (Mean ± *SE*)

76.292%，能综合大多数信息，因此只列出前 4 个主成分的因子负荷量 (表 3)。其中，第一和第二主成分特征值均大于 1，且累积贡献率为 50.769%；第三和第四主成分特征值均小于 1，且累积贡献率较小，为 25.523%。第一主成分中，负荷量绝对值较大的分量为壳高、壳直径和口直径，且都为正值，大于 0.5，说明这 3 个指标的变化与第一主成分一致。这 3 个特征具有较高的正向负荷量，综合反应了瘤棘砂壳虫壳体大小情况，加之三者的变异系数相对较小，因此，壳高、壳直径和口直径可以作为瘤棘砂壳虫形态分析的主要依据。第二主成分中负荷量绝对值大于 0.5 的分量为壳刺长和颈高。

以第一主成分对第二主成分做散点图，结果表明，瘤棘砂壳虫 6 个种群绝大多数个体交错在一起，难以有效地区分各个种群(图 6)。这进一步确认瘤棘砂壳虫具有一个特定的大小范围，是一个大小单型种。

2.7　聚类分析结果

基于欧氏距离分别采用 7 种系统聚类方法所得到的聚类图树形相同，故以离差平方和法为例显示结果(图 7)，6 个种群在距离为 34.2 时，分成两个类群。当聚合水平为 2.7 时，珠江流域的 2 个种群(P5 和 P6)首先聚成一类；而长江流域 4 种群(P1—P4)没有明显的聚为一类。当聚合水平为 3.2 时，P2 与珠江流域的两个种群 P5 和 P6 聚成一类，然后同 P1 聚合为一类；当聚合水平为 11.1 时，P3 和 P4 汇成一支。

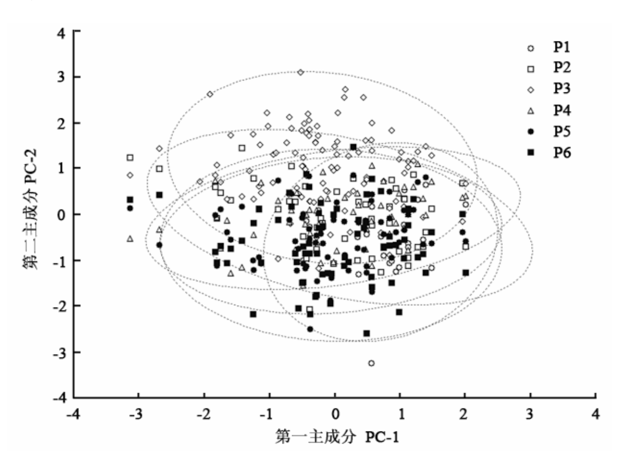


图 6　瘤棘砂壳虫 6 个自然种群第一主成分(PC-1)对第二主成分(PC-2)的散点图(椭圆表示 95%的置信区间)

Fig. 6　Plots of principal component factors 1 and 2 for *Difflugia tuberspinifera* from six natural populations (with 95% confidence ellipses)

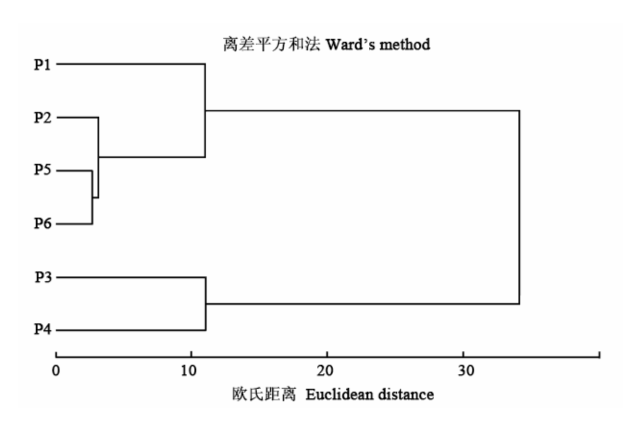


图 7　基于形态特征值欧氏距离的瘤棘砂壳虫 6 个自然种群聚类图

Fig. 7　Cluster dendrogram of *Difflugia tuberspinifera* from six natural populations based on morphometric data

3　讨　论

3.1　瘤棘砂壳虫是单型种，但是种群间差异显著

在一些有壳肉足虫种类中，壳体长度和直径的变异非常高，属于大小多型种，即在同一物种内具有多个特定的主大小范围，甚至大个体是小个体的 2 倍以上 (Foissner & Korganova, 1995)。我们的研究表明，瘤棘砂壳虫是一个大小恒定的单型物种。

瘤棘砂壳虫口直径的变异系数大于壳高和壳直径的变异系数。Bobrov & Mazei (2004) 认为，与壳高和壳直径相比，口直径是有壳肉足虫变异系数较高的特征值，因为壳口是有壳肉足虫与外界环境接触的主要途径，壳口大小的变异反应出虫体对环境的适应。这和我们的研究结果是一致的。但是他们研究的 12 种砂壳虫中，除喜石砂壳虫 (*Difflugia lithophila*) 外，其他 11 种砂壳虫的口直径变异系数均较瘤棘砂壳虫口直径变异系数大。瘤棘砂壳虫口直径变异系数较小，可能与其捕食特性有关，因为瘤棘砂壳虫喜欢捕食轮虫，轮虫是多细胞后生动物 (Han et al, 2008)，口直径大小相对恒定利于伪足活动和捕食运动中的轮虫，而口直径过小不利于捕食轮虫，口直径过大则不利于虫体抵御外界不良环境。

瘤棘砂壳虫特征值在种群间存在极显著差异，但是一些壳体特征值之间的相关系数较低，例如口直径、壳刺长、颈高、口齿数和壳刺数，它们与其他特征值之间的相关系数均不超过 0.320 (表 2)。这一结果提示，这些特征值的变化相对独立，不随其他特征值的变化而显著变化，这种特性可能是瘤棘

砂壳虫适应环境的一种方式，也就是说，瘤棘砂壳虫应对环境条件的变化，可以通过一些特征值在一定范围内的变异来适应。这与 Bobrov & Mazei (2004)的观点一致，即有壳肉足虫不是通过壳体简单的增大或减小，而是通过一个较广泛的表型范围改变来实现对环境的适应，进而产生种群间的显著差异。

3.2 地理分布格局与成因

至今，除了在中国发现瘤棘砂壳虫外，世界各地均未见报道。瘤棘砂壳虫喜偏酸性环境，在流水和静水生境中均有发现，但活体标本仅发现于水库或湖泊的水体表层，且是明显的优势种(Hu et al, 1997; Yang et al, 2004a)。最近，长江故道天鹅洲沉积物中也发现其壳体(Qin et al, 2007)。因此，瘤棘砂壳虫可能广泛分布于长江中游。近几年的考察中发现，在珠江下游和长江中下游均发现瘤棘砂壳虫大量存在。但是，在珠江上游南盘江流域和长江上游金沙江流域的水体没有发现，其历史原因可能与青藏高原隆升等地质事件相关(Yang et al, 2009)。

瘤棘砂壳虫是单细胞生物，在同一水系中易于扩散。Yang et al(2010)对地球三极(南极、北极、西藏)地区有壳肉足虫进行同属内种间比较，发现物种多样性地理分布格局与壳体大小相关，个体愈小，愈趋于广泛分布。本研究中，珠江流域的 2 个种群(广东万绿湖和广东流溪河水库)壳体相对较小、形态特征最为接近，聚类分析中最先聚在一起。而长江流域的 4 个种群比较复杂，贵州乌江渡和湖北道观河水库的种群与珠江水系聚在一起，湖北木兰湖和安徽董铺水库因特征值较大而单独聚为一支。显然，仅仅靠壳体大小和水系的差别不足以解释瘤棘砂壳虫的地理分布格局，必须考虑各采样点的地理位置、历史，以及生态环境等方面原因。长江流域作为中国的第一大水系，具有山脉和河谷相间分布的复杂地形，流域面积大，属于不同的气候区。长江上游的贵州乌江渡和下游的安徽董铺水库距离遥远，地理距离是长江流域 4 个群体中最大的，虽然同属长江流域，但是分属不同的支流，所以分开各自一支。而长江中游的湖北道观河水库和同在湖北的木兰湖之所以并没有聚在一起，原因可能是此地处于中国南北分界线上，尽管两个水体都处在长江北岸，但是靠北的木兰湖和长江北边的安徽董铺水库聚在了一起，地理位置靠南的道观河水库和南方的 2 个珠江种群以及贵州种群聚在一起。不容忽视的是，历史上湖北一带是一大片沼泽地——云梦泽，又历经洪水和人为围湖造地，造就了错综复杂的长江中游江湖小水系，这也是原因之一。

3.3 季节性垂直迁移及原因

瘤棘砂壳虫可在水体中进行垂直迁移，且具有明显的季节规律。夏季和秋季在水体表层种群密度很高，特别是发现活体瘤棘砂壳虫存在的水体表层温度均高于 30℃，冬季和春季在水体表层则难于发现。因此，我们认为这种季节变化可能与水温有关。Wang & Han(2008)报道，流溪河水库瘤棘砂壳虫在每年的晚春开始出现于水体中，夏季达到最高峰，丰度可达 26 个体/升，到 11 月逐渐消失；依靠伪足摄食以轮虫为主的浮游生物，其中胶鞘轮虫和聚花轮虫由于身体柔软、游泳速度不快，最容易被摄食。同时，Han et al(2008)认为瘤棘砂壳虫的季节性垂直迁移并非受到温度的控制，而是与其食物的丰富度最相关，夏季水体表层轮虫丰度升高时，瘤棘砂壳虫便离开水体底层(沉积物表层)开始浮游生活。因此，瘤棘砂壳虫在水体中垂直迁移是因为温度还是依赖食物，或者两者兼有(温度是根本原因，食物是直接原因)，这些都需要深入的生态研究来进一步明确。

参考文献：

Bassine F. 1929. Biometrische Untersuchungen an *Arcella vulgaris* [J]. *Arch Rus Protistol*, **8**: 12-24.

Bobrov A, Mazei Y. 2004. Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations [J]. *Acta Protozool*, **43**: 133-146.

Chardez D, Leclercq J. 1963. Variabilite des populations d' *Euglypha strigosa* (Ehrenberg) Leidy en fonction de l'habitat (Rhizopoda, Testacea) [J]. *Bull I'Inst Agron Stat Rech Gembl*, **31**: 21-27.

Foissner W, Korganova GA. 1995. Redescription of three testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) from a Caucasian soil: *Centropyxis plagiostoma* Bonnet & Thomas, *Cyclopyxis kahli* (Deflandre) and *C. intermedia* Kufferath [J]. *Arch Protistenkd*, **146**: 13-28.

Han BP, Wang T, Lin QQ, Dumont H. 2008. Carnivory and active hunting by the planktonic testate amoeba *Difflugia tuberspinifera* [J]. *Hydrobiologia*, **596**: 197-201.

Heal OW. 1963. Morphological variations in certain Testacea (Protozoa, Rhizopoda) [J]. *Arch Protistenkd*, **106**: 351-368.

Hoogenraad HR, de Groot AA. 1937. Biometrische Untersuchungen an

Sûsswasser-rhizopoden. (Rhizopoden und Heliozoen aus dem Susswasser der Niederlande. VI.) [J]. *Arch Hydrobiol*, **31**: 101-132.

Hu DL, Shen YF, Gu MR, Gong XJ. 1997. New Species and New Records of Protozoa from Wuling Mountains Area [M]// Song DX. Invertebrates of Wuling Mountains Area, Southwestern China. Beijing: Science Press, 40-72. [胡东利, 沈韫芬, 顾曼如, 龚循矩. 1997. 武陵山地区原生动物新种和新记录. //宋大祥. 西南武陵山地区无脊椎动物. 北京: 科学出版社, 40-72.]

Meisterfeld R. 2002. Order Arcellinida Kent, 1880 [M]// Lee JJ, Leedale GF, Bradbury P. The Illustrated Guide to the Protozoa. 2nd ed. Lawrence Kansas, USA: Allen Press, 827-860.

Qin YM, Gu YS, Wang YS, Kong LH, Xie SC, Zhou XG, Zhu J. 2007. Recent environmental changes in the Swan Oxbow of the Yangtze River: Evidence from testate amoebae records [J]. *Geol Sci Technol Inform*, **26**(3): 37-42. [秦养民, 顾延生, 王银善, 孔令惠, 谢树成, 周修高, 朱 江. 2007. 天鹅洲长江故道近代环境变化的有壳变形虫记录. 地质科技情报, **26**(3): 37-42.]

Schönborn W. 1962. Die Ökologie der Testaceen im oligotrophen See, dargestellt am Beispel des Grossen Stechlinsees [J]. *Limnologica*, **1**: 111-182.

Schönborn W, Foissner W, Meisterfeld R. 1983. Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Schalenmorphologie und Rassenbildung bodenbewohnender Testaceen (Protozoa, Rhizopoda) sowie Vorschlage zur biometrischen Characterisierung von Testaceen-Schälen [J]. *Protistologica*, **19**: 553-566.

Shen YF. 1983. Protozoa of the Tibetan Plateau [M]//Jiang XZ, Shen YF, Gong XJ. Aquatic Invertebrates of the Tibetan Plateau. Beijing: Science Press, 48-100. [沈韫芬. 1983. 西藏高原的原生动物//蒋燮治, 沈韫芬, 龚循矩. 西藏水生无脊椎动物. 北京: 科学出版社, 48-100.]

Wang T, Han BP. 2008. Food selectity of *Difflugia tuberspinifera* in Liuxihe Reservoir, South China [J]. *Ecol Sci*, **27**: 398-401. [望 甜, 韩博平. 2008. 流溪河水库中瘤棘砂壳虫的摄食食物种类研究. 生态科学, **27**: 398-401.]

Wanner M. 1999. A review on the variability of testate amoebae: methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications [J]. *Acta Protozool*, **38**: 15-29.

Yang J, Beyens L, Shen YF, Feng WS. 2004a. Redescription of *Difflugia tuberspinifera* Hu, Shen, Gu et Gong, 1997 (Protozoa: Rhizopoda: Arcellinida: Difflugiidae) from China [J]. *Acta Protozool*, **43**: 281-289.

Yang J, Beyens L, Shen YF, Feng WS. 2004b. Elemental composition of the shell of the testate amoeba *Difflugia tuberspinifera* (Sarcodina: Rhizopoda) [J]. *Zool Res*, **25**(5): 452-455. [杨 军, Beyens L, 沈韫芬, 冯伟松, 瘤棘砂壳虫(肉足亚门: 根足总纲)壳体元素组成. 动物学研究, **25**(5): 452-455.]

Yang J, Feng WS, Shen YF. 2004c. On new records of the genus *Difflugia* from China (Sarcomastigophora, Rhizopoda, Lobosea, Arcellinida, Difflugiidae)[J]. *Acta Zootax Sin*, **29**(2): 239-247. [杨 军, 冯伟松, 沈韫芬. 2004c. 中国砂壳虫属新纪录(肉鞭门, 根足总纲, 叶足纲, 表科目, 砂壳科). 动物分类学报, **29**(2): 239-247.]

Yang J, Shen YF, Feng WS. 2005a. Morphological studies on two new records of the genus *Difflugia* from China (Arcellinida, Difflugiidae) [J]. *Acta Zootax Sin*, **30**(1): 52-56.

Yang J, Smith HG, Sherratt TN, Wilkinson DM. 2010. Is there a size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? A biogeographical analysis of testate amoebae from polar areas [J]. *Microb Ecol*, **59**: 635-645.

Yang J, Zhang WJ, Feng WS, Shen YF. 2005b. Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from northwest Yunnan, China [J]. *J Freshwater Ecol*, **20**: 583-590.

Yang J, Zhang WJ, Feng WS, Shen YF. 2005c. Freshwater testate amoebae of nine Yunnan Plateau lakes, China [J]. *J Freshwater Ecol*, **20**: 743-750.

Yang J, Zhang WJ, Feng WS, Shen YF. 2006. Geographical distribution of testate amoebae in Tibet and northwestern Yunnan and their relationships with climate [J]. *Hydrobiologia*, **559**: 297-304.

Yang J, Zhang WJ, Shen YF. 2009. Relationships between testate amoebae assemblages (Protozoa) and geographic factors in Yunnan Plateau lakes, China [J]. *J Freshwater Ecol*, **24**: 437-443.

Zhang WJ, Yang J, Shen YF. 2009. Descriptions of five new records of testate amoebae (Protozoa) from China [J]. *Acta Zootax Sin*, **34**(3): 686-690. [张文静, 杨 军, 沈韫芬. 2009. 中国有壳肉足虫(原生动物)五新纪录描述. 动物分类学报, **34**(3): 686-690.]